

Taxonomie et phylogenie de la famille des Globotruncanidae

Par

MICHÈLE CARON^{*)}

Avec 2 figures dans le texte

ABSTRACT

The classification of Cretaceous planktic Foraminifera, at the generic level, has evolved so much over the last years that it has become necessary to summarize the present state of the art.

The obvious morphological features are no longer the basis of a natural classification, although presence or absence of keels, height of the spire and shape of umbilical sutures are valid criteria for routine determinations. Very well preserved specimens, such as those from DSDP and IPOD, have allowed close examination, under the SEM, of apertures, umbilical plates and imperforate peripheral bands. The details of their morphology, which now form the basis of classification at generic level, are well recognized.

The criteria for generic determination of the Globotruncanidae are listed in hierarchical order (1-8).

The gradual shift of the primary aperture into the umbilical area and the progressive development of a complex system covering the umbilicus are evolutionary criteria whose importance has been shown over the last years.

Three new genera are being defined as a consequence of more reliable morphological criteria and phylogeny: *Falsotruncana*, *fornicata*-group n. g., *gansseri*-group n. g.

The eighteen genera of the highly diversified Globotruncanidae family have *Hedbergella*, whose less evolved species lived throughout the Cretaceous period, as a common ancestor.

KURZFASSUNG

Die Aufspaltung der planktischen Kreide-Foraminiferen auf dem Gattungs-Niveau in den letzten Jahren macht eine neue Merkmals-Diskussion notwendig.

Die auffälligen morphologischen Merkmale der Gehäuse bilden nicht mehr die Grundlage der Klassifikation, obwohl z. B. die An- oder Abwesenheit eines Kieles, die Höhe der Spira und der Verlauf der umbilicalen Suturen durchaus wertvolle Kriterien für Routine-Bestimmungen darstellen. Sehr gut erhaltenes Material vom DSDP und IPOD ermöglichten Untersuchungen an den Öffnungen, Umbilical-Platten und an den imperforierten Peripherie-Bändern. Morphologische Unterschiede an diesen Merkmalen bilden nun die Grundlage der allgemein anerkannten Gattungs-Einteilung.

In hierarchischer Anordnung werden die Kriterien für die 8 Gattungen bei den Globotruncanidae aufgeführt. Die schrittweise Verlagerung der Primär-Mündung in den Umbilical-Raum und die Ausbildung einer komplexen Abdeckung der Umbilicus sind Entwicklungsrichtungen, dessen Bedeutung in den letzten Jahren übersehen wurde. 3 neue Gattungen können nunmehr morphologisch abgegrenzt werden: *Falsotruncana*, *fornicata*-Gruppe n. g., *gansseri*-Gruppe n. g.

Die 18 Gattungen der hoch-diversen Familie der Globotruncanidae haben *Hedbergella*, deren wenig entwickelten Arten während der ganzen Kreide auftreten, als gemeinsamen Vorfahren.

^{*)} M. CARON, Institut de Géologie, Université de Fribourg, CH-1700 Fribourg.

INTRODUCTION

La classification des Foraminifères planctiques du Crétacé nécessite une révision sur les nouvelles bases jetées par LOEBLICH & TAPPAN, 1973, et par STEINECK & FLEISHER, 1978. L'idée générale est qu'il ne faut pas dissocier la morphologie (base des classifications classiques antérieures) de la phylogénie.

On sait actuellement que les organismes planctiques réagissent aux contraintes de l'environnement par une très grande souplesse dans le mode et le rythme de leur évolution (TAPPAN, 1968; LIPPS, 1970; TAPPAN, 1971). Les périodes de colonisation ou de stress, favorables aux espèces robustes (de type peu évolué, globigériniformes) alternent avec des périodes à haute diversité et complexité croissante. La variabilité des morphotypes chez les foraminifères planctiques est centrée sur le problème essentiel que ces organismes doivent résoudre: flotter dans un milieu à viscosité variable, en se maintenant dans leur tranche d'eau optima par toutes sortes de moy-

ens mécaniques (tests fins ou épais, plus ou moins perforés, globuleux ou aplatis ou carénés; ouvertures larges ou étroites, protégées ou pas; surface des loges lisse, ou à pustules, à épines ou à rugosités). La marge de manoeuvre est étroite, ce qui explique à la fois les convergences et les parallélismes.

La succession des morphotypes au cours du Mésozoïque (CARON, Kreide 1982) montre qu'à plusieurs reprises, les espèces primitives ont évolué selon une séquence identique depuis le type globigériniforme de surface, vers le type planconvexe, le plus profond. Ces répétitions parallèles conduisent, à l'évidence, à des types homéomorphes, mais hétérochrones, que la nouvelle classification ne peut regrouper indistinctement sur la base de critères morphologiques identiques. La phylogénie, qui reconstitue les étapes successives depuis les types ancestraux, est donc devenue le deuxième pilier de la classification.

1. PHYLOGENIE

Le schéma que nous proposons ici (fig. 1) tient compte des données les plus récentes sur les lignées évolutives (cf. bibliographie in MASTERS, 1977; in CARON & HOMEWOOD, à paraître).

La grande majorité des formes trochospirales du Crétacé appartient à la famille des Globotruncanidae dont l'origine monophylétique est acceptée jusqu'à présent.

LES ORIGINES

Les formes ancestrales, du type globigérine, appartiennent au genre *Hedbergella* recensé à partir du Barrémien. Les premiers individus pourraient avoir des liens plus éloignés, à l'orée des temps crétacés, avec les *Globuligerina*, derniers représentants du groupe des «Protoglobigérines» du Jurassique. Mais ce stock de formes très primitives, caractérisées par la structure de sa paroi, l'architecture du test et la position de l'ouverture principale, se place dans une lignée évolutive différente, la famille des Favusellidae (cf. GRIGELIS & GORBACHIK, 1980). L'hypothèse d'une phase benthique dans leur cycle vital expliquerait à la fois leur origine au début des temps mésozoïques à partir des foraminifères benthiques et leur maintien au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur dans les environnements de la plate-forme externe.

LES DIVERSIFICATIONS SUCCESSIVES

Par contre, les *Hedbergella*, dès le Barrémien sont définitivement adaptées à la vie pélagique de l'océan ouvert. Elles commencent à évoluer vers la fin de l'Aptien avec l'apparition du genre *Ticinella* qui fournit la première radiation d'espèces au cours de l'Albien (suivre la biozonation in CARON, chapitre in BOLLI, SAUNDERS & PERCH-NIELSEN à paraître). Le passage aux *Rotalipora* se fait sans modification du système apertural, mais avec apparition de la carène. Les espèces de *Rotalipora* se

diversifient et prolifèrent au cours du Cénomaniens. Pendant cette période, le rameau des *Praeglobotruncana*, issu directement des *Hedbergella*, reste subordonné en nombre et en espèces. La disparition des *Rotalipora* à la fin du Cénomaniens favorise alors son expansion.

Les *Praeglobotruncana* se diversifient ensuite au cours du Turonien en espèces de plus en plus complexes regroupées dans les genres *Dicarinella* et *Marginotruncana*. Cette radiation va s'étendre jusqu'à la fin du Santonien qui voit disparaître les derniers représentants (mono- et bicarénés) de ces deux genres. Parallèlement, de la fin du Cénomaniens au Santonien, évoluent les formes globuleuses. Le genre *Whiteinella*, issu des *Hedbergella*, fournit peu d'espèces mais de nombreux individus à la base du Turonien. Le genre *Helvetoglobotruncana*, au Turonien moyen, connaît une explosion rapide mais de courte durée (semblable à celle du genre *Falsotruncana*, à partir des *Hedbergella*, à la fin du Turonien). L'évolution lente des *Whiteinella* conduit au genre *Archaeoglobigerina* par migration de l'ouverture principale et modification du dispositif ombilical.

Du Campanien au Maastrichtien, on assiste à une troisième étape de diversification. Les *Archaeoglobigerina* donnent naissance aux *Rugoglobigerina* qui se diversifient rapidement. Parallèlement se développent les *Globotruncana* et *Globotruncanita* (homéomorphes les bi- et monocarénées de la séquence précédente, *Dicarinella* et *Marginotruncana*, dont elles ont pris le relais). Le Maastrichtien est marqué par l'accroissement de la diversité et de la complexité des espèces de presque tous les genres présents.

LA CRISE BIOTIQUE

A la fin du Maastrichtien, l'arbre phylogénétique des Globotruncanidae se présente dans sa pleine extension. Les très nombreuses espèces utilisent au mieux les substances nutritives dispersées dans l'océan, par une distribution bien adaptée,

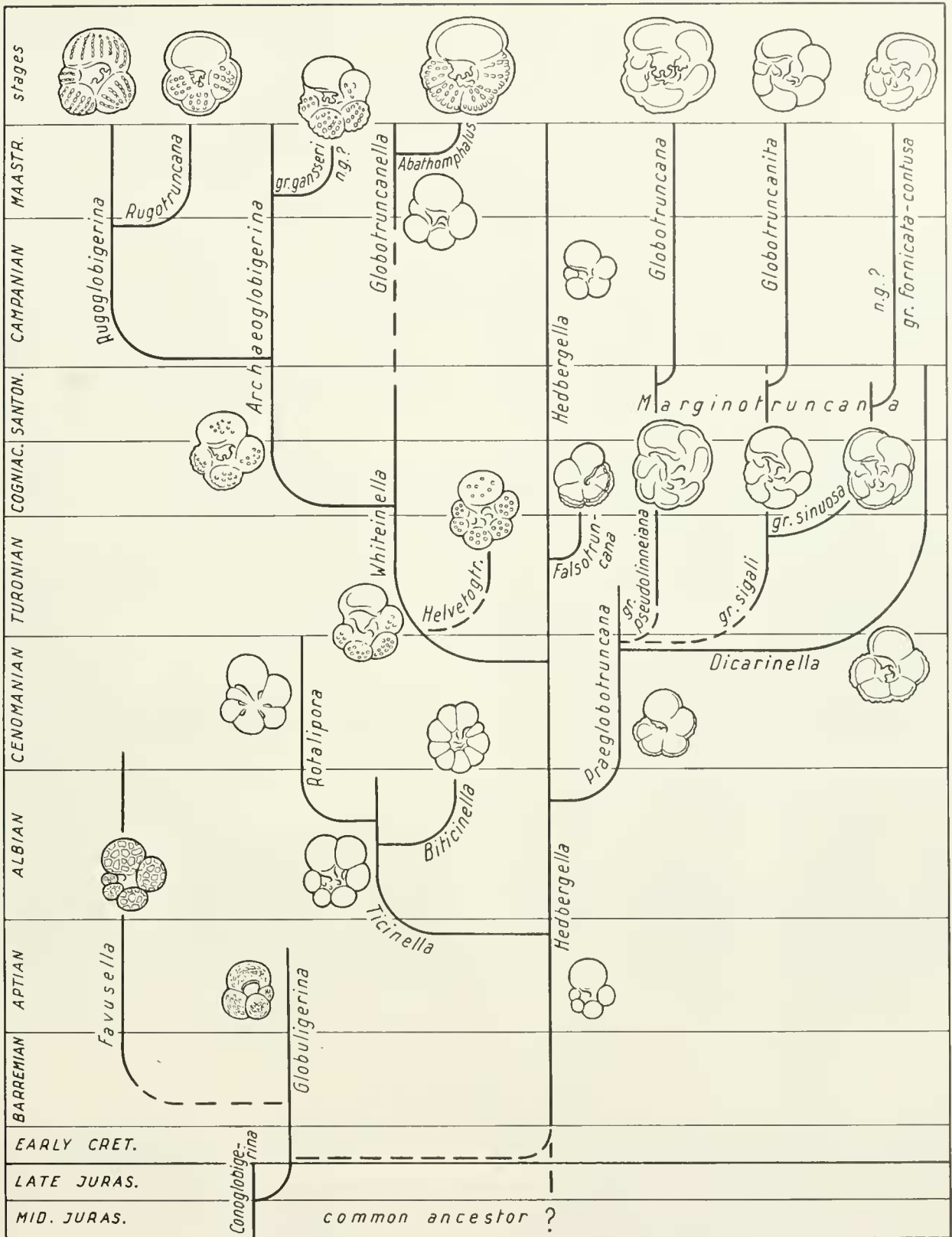


Fig. 1. Phylogénie des Globotruncanidae au niveau générique.

GENERIC DETERMINATION KEY FOR GLOBOTRUNCANIDAE FAMILY

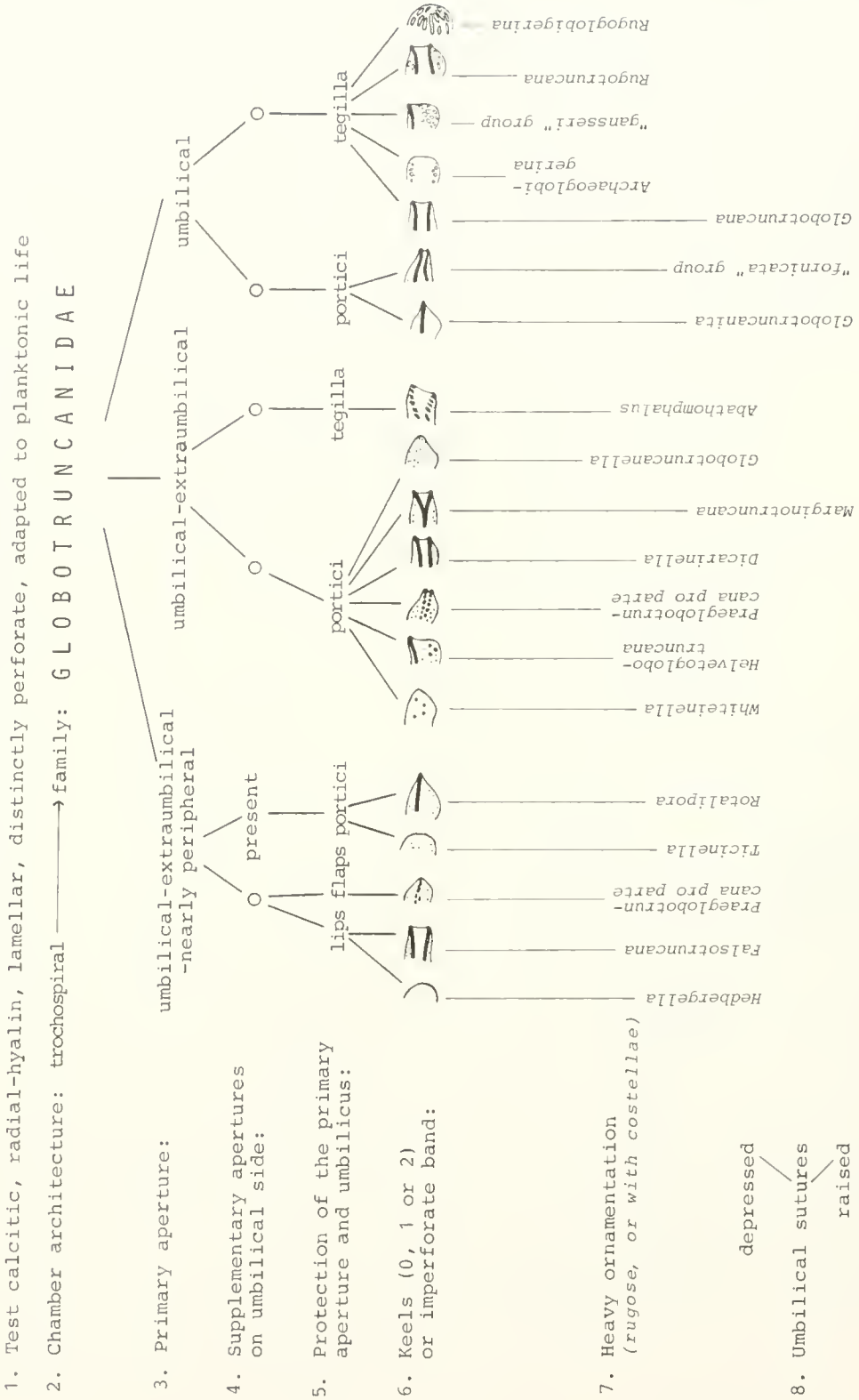


Fig. 2. Clé de détermination des Globotruncanidae jusqu'au niveau générique.

dense en surface et graduellement diffuse en profondeur. Les adaptations morphologiques des tests, ingénieusement utiles dans cette situation stable, se révèlent un handicap catastrophique dès que l'environnement se modifie trop profondément (ou trop rapidement). Seuls survivent quelques rares re-

présentants des espèces du type primitif (*Hedbergella holmdelensis*, *Globotruncanella havanensis*, *Archaeoglobigerina blowi*), peu adaptées morphologiquement, un atout en période de stress.

2. MORPHOLOGIE ET TAXONOMIE

A partir des lignes directrices de la phylogénie, des données de la biostratigraphie et des renseignements de plus en plus minutieux fournis par les observations des tests à l'aide du SEM (cf. rapports DSDP de 1969 à 1982; cf. Atlas des Foraminifères planctoniques du Crétacé moyen; du Crétacé supérieur), nous avons tenté de mettre au point une clé pratique pour la détermination des Globotruncanidae au niveau générique (fig. 2).

Les critères retenus pour décrire la morphologie externe des tests ont été classés selon la hiérarchie généralement admise, du moins pour les termes d'ordre supérieur (1 à 5, fig. 2).

En effet, au sein de la famille des Globotruncanidae, la migration de l'ouverture primaire dans l'aire ombilicale et la protection de cette ouverture par des plaques de plus en plus complexes sont des caractères à évolution lente dont on peut suivre la tendance générale depuis le Barrémien jusqu'à la fin du Maastrichtien.

Le critère 6 (l'aspect de la marge périphérique) puis le 7e (l'alourdissement) sont directement liés à l'adaptation du test à une certaine profondeur d'eau. Ce sont les caractères que l'on retrouve périodiquement dans les séquences répétitives : test globuleux → tests aplatis → tests biconvexes carénés → tests plan-convexes carénés.

Selon le rythme de la spéciation, ces morphotypes sont regroupés (arbitrairement) sous un même nom de genre (par ex. : *Praeglobotruncana* – type primitif, monocaréné – et *Praeglobotruncana* – type évolué, bicaréné) ou bien sous des noms de genres différents (par ex. : *Globotruncanella* → *Abathomphalus*), bien qu'il s'agisse dans chaque cas de lignées monophylétiques.

Le 8e critère, concernant la forme des sutures entre les loges sur la face ombilicale, est lié à l'étirement des loges dans le sens de l'enroulement au dernier tour. Les morphotypes globuleux ont toujours des sutures radiales et déprimées, mais le contraire n'est pas toujours exact et certains genres bicarénés n'ont pas les sutures sigmoïdes et en relief classiques (par ex. : *Falsotruncana*, *Dicarinella* et *Abathomphalus*).

Pour respecter la logique de la reconstruction phylogénique, de nouveaux genres ont dû être créés récemment :

- *Falsotruncana* CARON, 1981, qui diffère des *Hedbergella* par la présence de deux carènes et des *Praeglobotruncana* par l'ouverture primaire largement ouverte de l'ombilic à la périphérie, bordée par une simple lèvre.
- n. g. ? = groupe des espèces *fornicata-contusa* (nouveau nom désigné dans l'«Atlas of Upper Cretaceous Planktonic Foraminifera», à paraître). On y retrouve les caractères des *Marginotruncana* dont elles sont issues (système de portici en hélice sur l'ombilic; deux carènes très rapprochées), mais l'ouverture primaire a migré dans l'aire ombilicale comme chez les *Globotruncana*.
- n. g. ? = groupe des variétés de *gansseri* dont l'origine, encore discutée, pourrait être chez les *Archaeoglobigerina* (nouveau nom désigné dans «Atlas of Upper Cretaceous Planktonic Foraminifera»).

Ainsi se regroupent actuellement dans la famille des Globotruncanidae une vingtaine de genres dont on a pu suivre par étapes successives la complexité croissante. Ils ont pour ancêtres communs les *Hedbergella*, stock primitif, globigériniforme, jamais adapté à la profondeur, dont on connaît la lente évolution des espèces jusqu'à la fin du Maastrichtien.

BIBLIOGRAPHIE

- Atlas de Foraminifères planctoniques du Crétacé moyen. (1979), ROBASZYNSKI, F. & CARON, M. (Ed.). – Cahiers de Micropaléontol., vol. 1-2: 1-185 et 1-181.
- Atlas of Upper Cretaceous Planktonic Foraminifera. – Revue de Micropaléontologie, vol. 69, fasc. 3-4, in press.
- CARON, M. (1981): Un nouveau genre de foraminifère planctonique du Crétacé: *Falsotruncana* nov. gen. – *Eclogae geol. Helv.*, 74: 65-73.
- — (1983): La spéciation chez les Foraminifères planctoniques: une réponse adaptée aux contraintes de l'environnement. In: 2. Kreide Symposium, München 1982. – *Zitteliana*, München (this issue).
- — (in press): Cretaceous planktic Foraminifera. In: *Biostratigraphy by Marine Plankton*, by BOLLI, H., SAUNDERS, J. & PERCH-NIELSEN, K. (ed.). – Cambridge Univ. Press.
- — & HOMEWORD, P. (in press): Evolution of early planktic Foraminifera. *Marine Micropaléontology*.
- GRIGELIS, A. & GORBATCHIK, T. (1980): Morphology and taxonomy of Jurassic and early Cretaceous representatives of the superfamily Globigerinacea (Favosellidae). – *J. foram. Res.*, 10: 180-190.
- LIPPS, J. (1970): Plankton evolution. – *Evolution*, 74: 1-22.
- MASTERS, B. A. (1977): Mesozoic Planktonic Foraminifera. A world-wide review and analysis. In: *Oceanic Micropaléontology*, by Ramsay, A. T. S., p. 301-731. – Academic Press, London.
- STEINECK, P. L. & FLEISHER, R. L. (1978): Towards the classical evolutionary reclassification of Cenozoic Globigerinacea (Foraminiferida). – *J. Paleontol.*, 52: 618-635.
- TAPPAN, H. (1971): Microplankton, ecological succession and evolution. – *N. Am. Paleontol. Conv. Chicago*, 1969, Proc. H: 1058-1103.
- — & LOEBLICH, A. R. (1973): Evolution of the oceanic plankton. – *Earth Sci. Rev.*, 9: 207-240.